

Thesis

GIESSEN

1966

Aus dem Veterinär-Physiologischen Institut der
Justus-Liebig-Universität zu Gießen

Direktor: Professor Dr. Dr. h. c. V. Horn

in Verbindung mit dem Zoologischen Garten der
Stadt Frankfurt a. M.

Direktor: Professor Dr. Dr. h. c. B. Grzimek

Versuche über das Farbsehvermögen der Erdmännchen (*Suricata suricatta*)

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Doktorgrades

bei der Veterinärmedizinischen Fakultät

der Justus-Liebig-Universität zu Gießen

Eingereicht von

Uta Bernau

Tierärztin aus Quedlinburg/Harz

Gießen 1966

LANE MEDICAL LIBRARY OF
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR
PALO ALTO, CALIFORNIA

Aus dem Veterinär-Physiologischen Institut der
Justus-Liebig-Universität zu Gießen
Direktor: Professor Dr. Dr. h. c. V. Horn
in Verbindung mit dem Zoologischen Garten der
Stadt Frankfurt a. M.
Direktor: Professor Dr. Dr. h. c. B. Grzimek

Versuche über das Farbsehvermögen der Erdmännchen (*Suricata suricatta*)

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Doktorgrades
bei der Veterinärmedizinischen Fakultät
der Justus-Liebig-Universität zu Gießen

Eingereicht von

Uta Bernau

Tierärztin aus Quedlinburg/Harz

Gießen 1966

Mit Genehmigung der Veterinärmedizinischen Fakultät in Gießen

Dekan: Professor Dr. H. Bartels

Berichterstatter: Professor Dr. Dr. h. c. V. Horn

Tag der mündlichen Prüfung: 16. Juli 1966

Inhaltsverzeichnis

	<u>Seite</u>
<u>A. Einleitung</u>	3
<u>B. Eigene Untersuchungen</u>	5
<u>I. Tiermaterial und Methode</u>	5
1. Material	5
2. Vorversuche	14
3. Versuchsanordnung für die Hauptversuche .	16
4. Bearbeitung der Meßwerte	18
<u>II. Hauptversuche</u>	19
1. Prüfung des Helligkeitsunterscheidungsver-	
mögens'	19
2. Prüfung des Farbunterscheidungsvermögens.	22
3. Histologische Untersuchung der Retina ...	26
4. Überblick über die Ergebnisse der ver-	
schiedenen Versuche	35
a. Die Ergebnisse der Versuche über das	
Unterscheidungsvermögen verschiedener	
Helligkeitsstufen	35
b. Die Ergebnisse der Versuche über das	
Unterscheidungsvermögen verschiedener	
Farben von Graustufen	35
c. Das Ergebnis der histologischen Unter-	
suchung	36
<u>C. Diskussion der Ergebnisse</u>	36
<u>D. Zusammenfassung</u>	40
<u>E. Literaturangaben</u>	42

Digitized by the Internet Archive
in 2026

A. Einleitung

Der Farbensinn bei Säugetieren ist im Verhältnis zu anderen Wirbeltiergruppen nur schwach entwickelt. Die meisten Säuger sind Dämmerungstiere oder führen eine nächtliche Lebensweise. Bei ihnen ist daher der Geruchssinn besser entwickelt als der Gesichtssinn. Ein gutes Farbunterscheidungsvermögen wurde bei den ausgesprochen tagaktiven Tieren nachgewiesen.

Bei Affen als rein tagaktiven Tieren konnte schon früh ein guter Farbensinn nachgewiesen werden. So schreibt KINNAMAN (1902) dem Rhesusaffen volles Farbsehvermögen zu. VON TRENDLENBURG und SCHLIDT (1930) bestätigen dieses Ergebnis und finden außerdem den Schimpansen voll farbtüchtig, für letzteren kommt GREYER (1940) zum gleichen Schluß. Nach BIERENS DE HAAN und FRIMA (1930) sind Lemuren (Halbaffen) nahezu farbenblind. Ein anderer Halbaffe (Tupaia) besitzt dagegen einen gut entwickelten Farbensinn. TIGGES (1961 und 1963).

Von den untersuchten Huftieren sind nach GRZIMEK (1952) das Pferd, nach HOFMANN (1952) das Zebu und nach BACKHAUS (1959) Giraffe, Zwergziege, Rotwild und Nilau-Antilope farbtüchtig.

Ebenfalls wird dem Eichhörnchen ein Farbsehvermögen zugesprochen (COLVIN und BURFORD 1909), allerdings hält LOCHER es für schwächer farbsehend (1933). Beim Igel stellten HERTER und SGONINA (1933/34) ein Farbsehvermögen fest. Das Meerschweinchen kann nach SGONINA (1936) deutlich Rot, Gelb, Grün und Blau unterscheiden, wenn den Tieren auch die Wahl in dem kurzweiligen Bereich schwer fiel.

Für den Hund liegen ebenso widersprüchliche Ergebnisse wie für die Katze vor. Der Hund als Tagtier sieht nach NAGEL (1907), COLVIN und BURFORD (1909), KALISCHER (1909) Farben, wohingegen ORBELLI (1909), GREGG und Mitarbeiter (1929) sowie THIEULIN (1927) ihm diese Fähigkeit absprechen. Die Katze ist nach COLVIN und BURFORD (1909), KALISCHER (1929) und nach BUCHHOLTZ (1952) in der Lage, Farben zu sehen, dagegen verneinen DEVOSS und GANSON (1915), MEYER und MILES (1954) und DÜCKER (1957) diese Fähigkeit.

Nach Untersuchungen von DÜCKER (1957) erwies sich die Genette (*Genetta tigrina suahelica*), ein Nachttier, als farbenblind; der Mungo (*Herpestes edwardsii*) und die Zibetkatze (*Viverricula indica*) sind auch am Tag aktive Tiere, von ihnen war nur der Mungo voll farbentüchtig, während die Zibetkatze sich als blau-gelb-blind erwies. EWER (1963) beobachtete Erdmännchen im Rahmen der Aufzucht von zwei Würfen Jungtiere und kommt zu dem Schluß, daß Erdmännchen "eine reine Zapfennethaut haben könnten, da sie in der Dämmerung sehr schlecht sehen". Da diese rein tagaktiven Erdmännchen bislang noch nicht auf Farbsehvermögen untersucht worden sind, erhielt ich den Auftrag, diese Frage experimentell zu klären.

Das Farbunterscheidungsvermögen kann sowohl experimentell am lebenden Tier als auch histologisch aus der Beschaffenheit der Retina (Vorkommen von Stäbchen und Zapfen) ermittelt werden.

Das Farbsehvermögen ist im Laufe der Zeit mit verschiedenen Verfahren einzeln oder kombiniert geprüft worden. Am häufigsten bedient man sich der DRESSURMETHODE, bei der man den Tieren monochromatisches Licht oder Farbpapiere (DÜCKER 1957) anbietet. Bei der Verwendung von Farbpapieren nutzt man entweder den Spieltrieb (BUCHHOLTZ 1952) oder den Nahrungstrieb der Versuchstiere aus.

Eine weitere Methode bietet sich mit der ELEKTROPHYSIOLOGIE an. Lichtreize, die die Rezeptoren des Auges (Stäbchen und Zapfen) treffen, lösen ein örtlich begrenztes und summationsfähiges Generatorpotential aus. Dieses führt zur Depolarisation der afferenten Nervenfasern und so zur Entstehung von Aktionspotentialen (Spikes) in rhythmischer Folge. Die Zahl dieser Spikes in der Zeiteinheit ist von der Amplitude des Generatorpotentials abhängig. Mit Multielektroden kann man diese Potentiale von Einzelnervenfasern ableiten. Da die Zapfen auf größere Lichtintensität ansprechen als die Stäbchen, bauen unterhalb der "Zapfenschwelle" nur die letzteren ein Generatorpotential auf. So kann man z.B. auch am lebenden Tier bei einer Mischpopulation der Retina Stäbchen und Zapfen unterscheiden und aus dem Vorkommen der farbentüchtigen Zapfen auf das Farbsehvermögen der Tiere schließen. Der Schluß ist allerdings nur zulässig,

wenn das Sehzentrum die Fähigkeit zur Aufnahme dieser Impulse hat.

Das muß auch bei der Auswertung histologischer Präparate berücksichtigt werden. Histologische Untersuchungen sind an Viverridenaugen bisher kaum durchgeführt worden. DÜCKER (1959) untersuchte die Retina von Genetten, Mungo (*Herpestes ichneumon*) und Hauskatze, sie fand dabei eine Übereinstimmung der histologischen Ergebnisse mit den Dressurversuchen (1957). So fand sie bei den im Experiment farbenblinden Arten Genette und Hauskatze nur Stäbchen (siehe Abb. 8), beim Mungo dagegen entsprechend seiner farbtüchtigen Augen, eine gemischte Stäbchen-Zapfenretina. (siehe Abb. 9).

Für den ebenfalls histologisch untersuchten Ichneumon stehen Dressurversuche noch aus, jedoch ist auf Grund seiner Lebensweise und des histologischen Befundes damit zu rechnen, daß er Farben sieht.

Die Farbtüchtigkeit eines Lebewesens setzt aber nicht nur ein farbtüchtiges Auge, d.h. das Vorhandensein von Zapfen in der Netzhaut voraus, sondern auch ein "farbtüchtiges Sehzentrum", wie von BIRUKOW (zitiert nach V. BUDDENBROCK) an der Erdkröte nachgewiesen werden konnte. Diese besitzt zwar viele Zapfen in der Netzhaut, erweist sich aber im Experiment als farbenblind, weil sich ihr Sehzentrum zurückgebildet hat. Das eine ist also ohne das andere wirkungslos. Daraus folgt, daß die experimentellen Versuche am lebenden Tier den Versuchen am toten Objekt überlegen sind. Letztere können zwar eine wertvolle Ergänzung für die ersteren sein, für sich allein jedoch zu Fehlurteilen führen.

B. Eigene Untersuchungen

I. Tiermaterial und Methode

1. Material:

Die Viverriden und damit die Erdmännchen werden in der heute als gültig angesehenen Systematik zusammen mit den Hyänen und Feliden in der großen Familie der Feloidea zusammengefaßt (zitiert nach DÜCKER, 1957).



Abbildung 1



Abbildung 2



Abbildung 3

Erdmännchen sind etwa iltisgroße, gelblich-braune, schlanke Raubtiere (SANDERSON 1956). Auf dem Rücken tragen sie dunkelbraune, unterbrochene Querbinden. Der Kopf bekommt durch die großen, dunklen und noch dunkler eingefassten Augen, sowie die etwas rüsselartig ausgezogene Nase eine besondere Ausdruckskraft. Die Ohren sind rund und klein. (Siehe Abb. 1)

An den Vorderfüßen tragen die Erdmännchen lange, kräftige Krallen, die besonders zum Graben geeignet sind (siehe Abb.2). Die hier gezeigte Stellung nehmen die wärmebedürftigen Tiere häufig ein, um der Sonne eine möglichst große Körperfläche darzubieten und zugleich zu sichern.

Die Erdmännchen sind in Südafrika beheimatet. Sie leben sozial meist mit Erdhörnchen zusammen in deren Bau (EWER, 1963) oder in selbstgegrabenen Höhlen. Ihr Lebensbereich ist das Buschland, in dessen Lichtungen sie sich aufhalten. Ihre Höhlen suchen sie nur als Zufluchts-, Schlaf- und Wurfstätte auf. Sie verlassen sie mit Sonnenaufgang und kehren mit Einbruch der Dunkelheit zurück. Als Nahrung dienen ihnen Kleinsäuger und Insekten, aber auch pflanzliche Kost wird nicht verschmäht.

Die Orientierung erfolgt (auch nach eigenen Beobachtungen) in erster Linie optisch. Schon HECK und später EWER (1963) schreiben ihnen ein außergewöhnlich scharfes Auge zu. Der Geruchssinn und das Ohr sind aber zweifellos ebenfalls gut ausgebildet.

Nähere Einzelheiten über Lebensweise und Verhalten der Erdmännchen in der Freiheit konnte ich in der Literatur nicht finden.

Die Versuchstiere (1,1), die mir der Zoologische Garten zur Verfügung stellte, sind dort am 3. 12. 1961 geboren worden. Um möglichst zahme Tiere zu haben, wurden vier Stück am fünften

Lebenstag von der Mutter getrennt und künstlich aufgezogen.
(Siehe Abb. 3).

Dies war mit vielen Schwierigkeiten verbunden, da meines Wissens bisher keine Handaufzucht beschrieben worden ist, die günstigste Ernährung und Haltung also unbekannt waren.

Als die Tiere am fünften Lebenstag von der Mutter fortgenommen wurden, waren sie kurz und dicht behaart, ca. fünf Zentimeter lang und in relativ gutem Nährzustand. Die Augen und Ohren waren geschlossen, die Schneidezähne durchgebrochen. Die Größenunterschiede waren auffallend, die Anfangsgewichte betrugen:

für die beiden männlichen Tiere 60 gr und 45 gr

für die beiden weiblichen Tiere 62 gr und 52 gr

In der Anfangsentwicklung der Tiere traten Störungen ein, die auf eine mangelhafte Proteinversorgung zurückzuführen sind. Das drückt sich in der rückläufigen Gewichtskurve vom 5. bis 12. Tag aus. (Siehe Abb. 4).

Die außerdem aufgetretenen Krankheiten warfen die Tiere ebenfalls in der Entwicklung stark zurück. (Siehe Gewichtskurve 7. bis 8. Woche, Abb. 4).

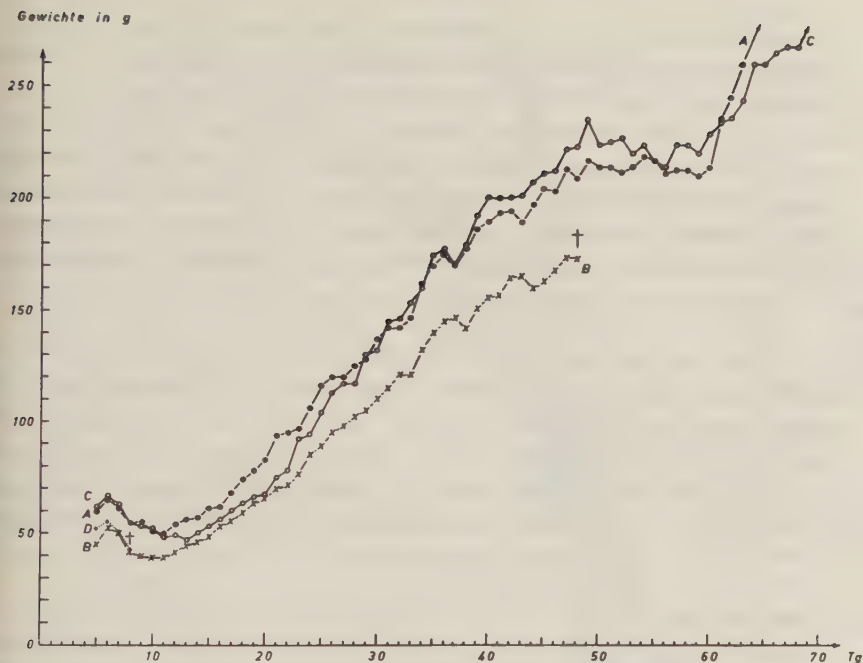


Abb. 4. Verlauf der Gewichtszunahme bei den Versuchstieren
A und B mit Vollmilch ernährte Tiere.
C und D mit Magermilch ernährte Tiere.

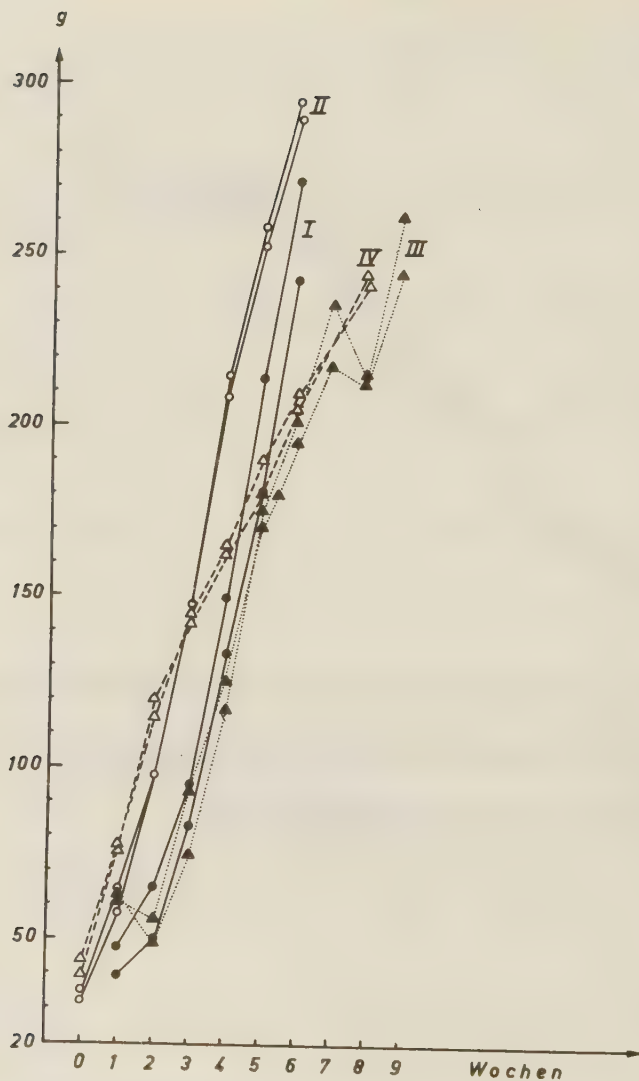


Abb. 5. Verlauf der Gewichtszunahme bei verschiedenen Erdmännchenwürfen.
 I Gruppe 1 von Ewer
 II Gruppe 2 von Ewer
 III Eigene Gruppe
 IV Gruppe von Dücker.

Es konnte nie genau geklärt werden, um welche Erkrankung es sich gehandelt hat. Der Sektionsbefund des zweiten verendeten Tieres ergab eine höchstgradige Anämie und, wahrscheinlich als Folge davon, eine fettige Leberdegeneration. Ich vermutete einen Mangel an Spurenelementen, deren Bedarf bei Jungtieren fast doppelt so groß (MOHRMANN und WILCKE) ist wie bei erwachsenen Tieren. Nach der Verabreichung eines Eisenpräparates (Myofer), Vitamin B₁₂ in therapeutischer Dosis und Ringerlösung trat ein Stillstand und schließlich langsame Erholung ein.

Das wichtigste Problem war die Zusammensetzung der Milch. Sie war unbekannt. Es war auch leider nicht möglich, vom Muttertier eine Probe zu erhalten, um evtl. eine Analyse durchführen zu können. Ich war deshalb auf den Versuch angewiesen, den ich in zwei Gruppen durchführte. In jeder befand sich ein kräftiges und ein schwächeres Tier. Gruppe eins wurde auf einer Vollmilchbasis, Gruppe zwei auf Magermilchbasis ernährt.

Die Aufteilung in zwei Gruppen erfolgte aus Vorsicht, daß bei Fehlern nicht alle Tiere gleich stark geschädigt wurden. Gruppe eins erhielt (unter Verwendung von Nestle Vollmilchpulver) eine fettreichere Ernährung als die andere Gruppe, die Molico (Magermilchpulver) bekam. Die Milch beider Gruppen wurde durch Beimischung von Boviserin (Eiweißkonzentrat), einem Tropfen Vitamin A und E Emulsion pro Tag für alle Tiere zusammen und 1/5 Tablette Calcipot mit Vitamin D aufgewertet.

Nach drei Tagen starb eines der mit Magermilch ernährten Tiere. Der Sektionsbefund ließ auf Unterernährung schließen. Ein weiterer Hinweis auf eine insuffiziente Ernährung ist der Verlauf der Gewichtskurve. Vom sechsten Lebenstag an (das entspricht dem zweiten Tag der künstlichen Ernährung) ist die Gewichtskurve rückläufig. (Siehe Abb. 4).

Anfänglich war die Eiweißversorgung zu gering. Es ist bekannt, daß die Gewichtsverdoppelung mit dem Eiweißgehalt der Milch in engem Zusammenhang steht (siehe Tabelle 1).

Tabelle 1

Zusammenhang zwischen Eiweißgehalt der Milch und Gewichtsverdoppelung

	Eiweißgehalt der Milch in %	Tage bis zur Verdoppelung des Geburtsgewichtes
Kaninchen	15,5	6
Hund	9,2	8
Rind	3,3	47
Mensch	1,2	180

Da sich meine Tiere schlecht entwickelten, wurde mir ein, in den Veterinärmedizinischen Kliniken Gießen gebräuchliches, Milchrezept für Hunde gegeben. Bei einem Vergleich der Eiweißkomponenten beider Rezepte fiel auf, daß meine Eiweißgabe zu gering war. Daraufhin erhöhte ich den Boviserin-Anteil auf ca. 60%.

Am Ende der ersten Woche spielte sich dann der Fütterungsplan ein (siehe Seite 12).

Erst nach dieser Nahrungsumstellung erfolgte vom 11. Lebenstag an ein kontinuierlicher Gewichtsanstieg bis zum Alter von 36 Tagen. In den dann folgenden 14 Tagen verlief die Kurve wieder unregelmäßig. Dieser Zeitpunkt fällt mit dem Auftreten der erwähnten Erkrankung zusammen, in deren Verlauf ein zweites Tier verloren ging.

Zum Verlauf der Gewichtskurve ist festzustellen, daß die Tiere ihr Anfangsgewicht erst in der dritten Lebenswoche verdoppelt haben, während in der Literatur (DÜCKER 1962, EWER 1963) drei Würfe beschrieben werden, die ihr Geburtsgewicht bereits nach 10 bis 14 Tagen verdoppelt haben, allerdings wurden alle diese Tiere vom Muttertier aufgezogen. Nach Überwindung der Anfangsschwierigkeiten verlief die Gewichtskurve bei meinen handaufgezogenen Tieren ähnlich wie die, der vom Muttertier aufgezogenen Tiere. (Siehe Abb. 4 und 5). Denn auch bei letzteren schwankt die Gewichtsentwicklung beträchtlich. Nimmt man z.B. 245 g als Bezugswert an, so brauchen die vier beschriebenen

Würfe verschieden lange, um dieses Gewicht zu erreichen. Zwei in Südafrika beobachtete Würfe benötigen ca. 4 1/2 bzw. 6 Wochen, ein dritter Wurf (in Deutschland beobachtet) brauchte 8 Wochen, während meine Tiere im Alter von ca. 9 Wochen 245 g wogen.

Nach der Nahrungsumstellung erhielten die Tiere eine eiweiß- und energiereichere Kost. Sie wurden nach folgendem Plan gefüttert:

- Ende der ersten Woche: 45 g Nestle Vollmilchpulver auf 250 g Wasser, 60% Boviserin, 1 Tropfen Vitamin A und E Emulsion pro Tag für alle Tiere zusammen, 1/5 Tablette Calcipot mit Vitamin D.
- Zweite Woche: Ernährung wie vorher.
17. Tag: wie in der Woche vorher mit zusätzlich 3% Dextropur.
18. Tag: ein Teil der Milch wird durch Fleischbrühe ersetzt, zusätzlich Reisschleim im Verhältnis 1:3. Erste Versuche mit Leberfütterung, wird nicht genommen.
- Vierte Woche: Milch, Fleischbrühe und Reisschleim wie vorher, 50% Boviserin (in Anbetracht der schwachen Entwicklung der Tiere), 1 Tropfen Vitamin A und E Emulsion pro Tier und Tag, 1 Tropfen Polyvital, 1 Tablette Calcipot mit Vitamin D für alle Tiere pro Tag.
- Acht Wochen: Umstellung auf Fleischnahrung, Ergänzung durch Obst und Gemüse aller Art.
- Dreieinhalb Monate: ungerupfte Küken und Mäuse im Fell.

Die späte Umstellung auf Fleischnahrung ist auf die eingetretene Erkrankung zurückzuführen.

Die Menge der Futteraufnahme war immer von der Umgebungstemperatur abhängig. Bei optimalen Temperaturverhältnissen war die Futteraufnahme sehr gut. Neben der richtigen Ernährung ist daher auf die Schaffung einer optimalen Umgebungstemperatur zu achten.

Durch einen 75 Watt starken Ellstein Dunkelstrahler wurde in einer Ecke der Schlafkiste eine maximale Temperatur von 30 Grad Celsius erzeugt, nach den Seiten hin verdünnte sich die Wärmezone. In den ersten Tagen drängten sich alle Tiere an der wärmsten Stelle zusammen, später suchten sie auch kühlere Zonen auf. Selbst die ausgewachsenen Erdmännchen sind ausgesprochen kälteempfindlich. Sie versuchen immer, der Wärmequelle möglichst nahe zu kommen, bzw. ihr eine große Körperfläche auszusetzen. (Siehe auch EWER 1963).

Bis zum Alter von drei Wochen wurden die Tiere hauptsächlich in einer Kiste gehalten. Danach stand ihnen der ganze Raum, in dem auch ich mich aufhielt, zur Verfügung. (Allein durften sie nie frei laufen, da sie Fremden gegenüber sehr angriffslustig waren. Nur mir gegenüber verhielten sie sich immer freundlich. Man kann hier von einer außerordentlich starken Prägung auf eine Person sprechen.)

Im Hinblick auf die durchzuführenden Untersuchungen (Versuchszeiten) wurde besonderer Wert darauf gelegt, die Aktivitätsphasen der Tiere festzustellen. Es wurde ein ausgeprägter Tag- Nachtrhythmus beobachtet. Während die Suricaten die ganze Nacht verschlafen, sind sie tagsüber sehr aktiv.

Nachdem sie in der Lage waren, ihre Schlafkiste (ca. 60 cm Höhe) zu überklettern, suchten sie diese zum Harn- und Kotabsetzen auf, es kam sehr selten vor, daß sie es nicht taten. Innerhalb der Kiste, sie war ganz mit Heu ausgelegt, unterschieden die Tiere deutlich zwischen Schlaf- und Kotplatz.

Das im Tierreich weitverbreitete Markieren habe ich nur bei meinem männlichen Tier beobachtet. Das Weibchen konnte ich nie dabei sehen, im Gegensatz zu den weiblichen Tieren von DÜCKER und EWER und denen, die ich selbst im zoologischen Garten beobachten konnte. Das männliche Tier markierte Wände und Gegenstände offensichtlich ganz wahllos, auffallend allerdings war, daß es beim Spielen regelmäßig seine Duftmarke auf meine Hand setzte. Draußen im Freien rutschte das männliche Tier öfter eine kurze Strecke mit hochgeschlagenem Schwanz über den Boden. Es hielt sich dabei aber nie an die "Grenzen seines Reviers", sondern spielte und jagte auch außerhalb seiner Duftmarken.

Die Erdmännchen sind, wie schon erwähnt, äußerst kontaktfreudige Tiere, wenn auch nur innerhalb "ihrer Sippe" (siehe *EMMA* 1963). Ihr Spieltrieb ist stark ausgeprägt. Meine Tiere regten sich untereinander oder mich immer wieder durch Anspringen o. ä. zu neuen Spielen an. Mit Lappen, Besen, Bällen oder ähnlichen Gegenständen spielten sie wie Katzen, aber ihre Ausdauer an einem Spiel war immer nur relativ kurz (DÜCKER 1962). Während die Spieltendenz bei den Jungtieren von DÜCKER (natürliche Aufzucht) am Ende des dritten Lebensmonats abnahm, spielten meine Tiere noch im Alter von zwei Jahren, bis ich sie abgeben mußte. Bei entsprechendem Wetter wurden sie in den Garten genommen, dort scharrrten sie nach Würmern und suchten Insekten. Die schon erwähnte Angriffslust zeigte sich auch im Garten gegenüber großen und kleinen Tieren, selbst Hunde wurden angegriffen.

Nachdem mir im Zoologischen Garten ein Arbeitsraum zugewiesen worden war, stand dieser den Tieren, einschließlich der Versuchskiste, zur Verfügung. So gewöhnten sie sich an die Umgebung und wurden bei der Arbeit nicht abgelenkt.

2. Vorversuche:

Um eine für meine Untersuchungen geeignete Methode zu finden, arbeitete ich schon im April 1962 mit den erst vier Monate alten Tieren für eine kurze Zeit. Ich prüfte zunächst einmal, ob im Sand vergrabene Mehlwürmer von den Tieren gesucht wurden. Darauf hätte eine Farbdressur mit monochromatischem Licht aufgebaut werden können. Die Tiere zeigten jedoch weder Interesse noch Ausdauer.

Danach wurde auf einen Futternapf ein farbiger Deckel (in diesem Falle ungeeicht rot) und darunter ein Köder gelegt. Schon aus reiner Neugierde warfen die Erdmännchen den Deckel ab, auch dann, wenn kein Köder darunter war. (Anfangs wurden die Näpfe im Beisein der Tiere beschickt.) Der Anlaufweg wurde allmählich bis auf rund zwei Meter verlängert. Dieser Vorversuch fand noch nicht in der endgültigen Versuchskiste und ohne besondere Beleuchtung statt.

Nach drei Tagen stellte ich zwei Näpfe nebeneinander und deckte den zweiten mit einem beliebig grauen Deckel ab, der aber die gleiche Größe hatte wie der rote. Das Grau wurde gewechselt. Drei Tage später wählten die Tiere sicher den roten Deckel, selbst wenn nur der graue beködert war. (Geruchsorientierung konnte dadurch ausgeschlossen werden, daß beide Näpfe mit demselben Ködermaterial ausgerieben wurden). Das Beködern und den Seitenwechsel sahen die Tiere nun nicht mehr.

Jetzt ging ich zur Drei-fach-Wahl über; zunächst noch mit rot gegen zwei gleich graue Tafeln, aber mit vorherbestimmten Seitenwechsel. Der Wahlabstand wurde dabei auf eineinhalb bis zwei Meter vergrößert. Die Wahl erfolgte allgemein beim Start, nur selten kam es vor, daß ein Tier erst unmittelbar vor den Näpfen wählte. Nach zwei Tagen wurde ein grauer Deckel durch einen dunkler grauen ersetzt (Helligkeitswert etwa dem des roten Deckels gleich), so daß nun drei verschiedene Tafeln auf-lagen. Das männliche Tier wählte unbeirrt weiter rot, während das weibliche im ersten Augenblick verwirrt war; das gab sich aber schnell. Um die Sicherheit nochmals zu prüfen, machte ich den folgenden Versuch:

Tabelle 2

Ergebnisse der Vorversuche

Versuchsanordnung	Ergebnis
alle Näpfe beködert	nur rot abgeworfen
keinen Napf beködert	nur rot abgeworfen
nur graue Deckel aufgelegt, kein rot	nichts abgeworfen
roten Deckel ohne Napf und ohne Köder	rot "abgeworfen"

Diese Ergebnisse waren so gut, daß ich versuchte, auf gelb umzudressieren. Es gelang sogleich mit zwei Näpfen reibungslos. Der Versuchsplan war der gleiche wie bei rot.

Auf Grund der bei den gelungenen Vorversuchen gewonnenen Erfahrungen wurde nun der Versuchsplan für den Hauptversuch aufgestellt. Als Köder dienten dabei Fleisch, Obst, Würmer usw.

3. Versuchsanordnung für die Hauptversuche:

In dem Raum, den die Tiere gut kannten, wurde ein Verschlag mit den Maßen 2 x 1,5 x 0,60 Meter aufgestellt. (Siehe Abb. 6). An der einen Schmalseite befand sich unten in der Mitte eine Öffnung, 15 x 15 cm groß; dahinter stand eine kleine Kiste mit einem ebenso großen Ausgang. Beide Öffnungen konnten durch einen Schieber vom Versuchsleiter, für die Tiere unsichtbar, geöffnet und verschlossen werden. An der gegenüberliegenden Schmalseite wurden die Futternäpfe in gleichmäßigen Abständen aufgestellt. An der einen Längsseite befand sich ein Aufbau von einem Meter Länge und 71,5 cm Höhe, der mit einem Spiegelglasfenster (50 x 20 cm) versehen war. Dieses Glas ist nur vom dunklen in den hellen Raum durchsichtig. Dahinter konnte sich der Versuchsleiter verbergen, um die Tiere zu beobachten. Der Verschlag war innen mit einer weißen, abwaschbaren Farbe gestrichen. Als Beleuchtung dienten zwei Röhren; Philips TL 40/34 weiß, de Luxe, Länge 1,20 Meter je Stück. Sie waren so an der Decke angebracht, daß sie etwa 10 cm oberhalb des Spiegelglasfensters in dessen mittlerem Drittel hingen, und zwar so gewinkelt, daß der Licht-einfall auf den schräg stehenden Farbtafeln keine Spiegelung hervorrief. In Höhe der Farbtafeln gemessen ergab sich eine Lichtstärke von ca. 180 bis 190 Lux. Der Versuchsraum war völlig abgedunkelt, so daß die beiden Leuchtröhren die einzige Lichtquelle waren.

Die Futternäpfe hatten einen Durchmesser von achteinhalb cm und waren zweieinhalb cm hoch, sie hatten glatte, abwaschbare Innenflächen. Die Näpfe standen in gleichen Abständen schräg gegen die Wand gelehnt auf Holzklötzchen. Diese hatten eine Länge von fünfeinhalb cm, eine Höhe von drei cm und waren mit acht mm hohen Seitenleisten versehen, um ein seitliches Abrutschen der Näpfe zu verhindern. Abgedeckt wurden die Näpfe mit hochkant gestellten Hartfaserplatten (4 mm x 14,5 cm x 9,5 cm), auf denen die Farbpapiere aufgeklebt waren.

Vor den Farbwahlversuchen wurden die Tiere in den kleinen Kasten hinter dem Schieber gesetzt. Nach dem Beködern und Abdecken der Näpfe öffnete der Versuchsleiter den Schieber. Die Tiere kamen nun in den Versuchsraum.

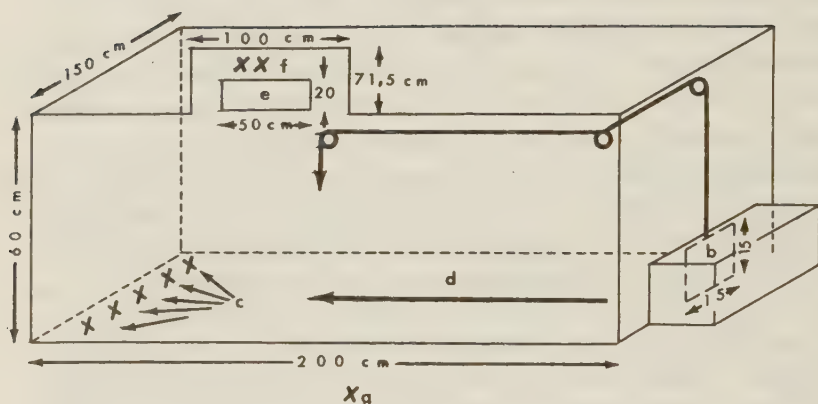


Abbildung 6

Verschlag, in dem die Versuche durchgeführt wurden.

- | | |
|------------------------------|-----------------------------|
| a = Wartekiste | e = Fenster mit Spiegelglas |
| b = Schieber | f = Lichtquelle |
| c = Standort der Futternapfe | g = Standort des Versuchs- |
| d = Anlaufweg | leiters |

Papiere: es wurden die geeigneten Farbpapiere der Firma Lau-
mann benutzt:

- | | | | |
|------|-------------|-----|------|
| rot | 179 -- 8 B | und | 276 |
| gelb | 655 -- 2 C | und | 653 |
| grün | 946 -- 6 G | und | 944 |
| blau | 1143 -- 8 B | und | 1141 |

Dagegen setzte ich die Graustufen 1 (weiß) bis 29 (schwarz),
ebenfalls von BAUMANN.

Sämtliche Farbpapiere waren größer als die Hartfaserplatten, auf die sie aufgezogen werden sollten. Auf der Rückseite der Papiere brachte ich eine dünne, durchsichtige, selbstklebende Folie an. Sie sollte verhindern, daß der Klebstoff (Uhu) die Papiere beim Aufkleben auf die Platten durchfeuchtete. Hierbei mußte man darauf achten, daß sich keine Unebenheiten bildeten. Zu diesem Zwecke wurden die Platten mit den darauf geklebten Farbpapieren einige Tage gepreßt. Der Druck bewirkt ein gleichmäßiges Antrocknen ohne Faltenbildung. Danach wurden die Ränder glatt geschnitten und alles in dünnen, durchsichtigen Plastikbeuteln geschnützt. Die Rückseite verklebte ich so mit Tesafilm, daß die Beutel auf der Vorderseite völlig glatt und eng anlagen. Sobald die Beutel beschmutzt oder beschädigt waren, wurden sie erneuert. Ein glatter Überzug war nötig, um die empfindlichen Farbtafeln gegen Verunreinigung oder Beschädigung zu schützen.

Die von DÜCKER (1957) verwandte Methode (allseitiges Überziehen mit Wachs), um sekundäre Lösungsschlüssel (Geruch, unterschiedliche Oberflächenbeschaffenheit) auszuschließen, ist nach eigenen Erfahrungen zu kostspielig und arbeitsaufwendig. Die Tiere beschädigen die Oberfläche beim Abwerfen recht schnell und jeder Kratzer bietet die Möglichkeit zu unerlaubter Orientierung.

Versuchszeiten: da es sich um Tagtiere handelt, konnten die Versuche nur am Tage stattfinden. In der Regel lagen die Arbeitszeiten morgens, mittags und abends fest. Ausnahmen wurden nur an sehr heißen Tagen mittags gemacht, wenn die Tiere arbeitsunwillig waren. Die Versuche dauerten, einschließlich längeren Unterbrechungen, vom 2. 4. 1962 bis zum Januar 1963.

4. Bearbeitung der Meßwerte:

Die Auswertung der gewonnenen Ergebnisse erfolgte nach dem χ^2 -Verfahren nach der Formel

$$S = \frac{D^2}{I} = \chi^2$$

Wobei: S = Summe

D = Differenz (= Abstand zwischen gefundenen Werten und Idealzahl)

I = Idealzahl (= die Zahl, die bei rein zufälliger Wahl zu erwarten wäre = Erwartungszahl)

Bei der einfachen Versuchsdurchführung gelten die χ^2 -Werte für 1 FG (Freiheitsgrade) nach MUDRA 1958.

Danach wäre bei der zwei-fach-Wahl theoretisch ein Verhältnis von 25:25 zu erwarten, wenn eine Versuchsreihe aus 50 Einzelversuchen besteht. Davon entstehen ganz zufällig gewisse Abweichungen; erst wenn diese zu groß werden, können sie nicht mehr als Zufälligkeit angesehen werden, d.h. sie sind signifikant.

Man unterscheidet drei Signifikanzstufen: (MUDRA)

1. Stufe (5% Überschreitungswahrscheinlichkeit)
= schwach signifikant $\chi^2 = > 3,84$
2. Stufe (1% Überschreitungswahrscheinlichkeit)
= signifikant $\chi^2 = > 6,64$
3. Stufe (0,1% Überschreitungswahrscheinlichkeit)
= stark signifikant $\chi^2 = > 10,83$

Bei den durchgeführten Untersuchungen wird die erste Signifikanzstufe für ausreichend erachtet.

II. Hauptversuche

1. Prüfung des Helligkeitsunterscheidungsvermögens:

Nach den Vorversuchen mußte eine längere Pause eingelegt werden. Nach zweieinhalb Monaten folgte ein Zwischenversuch in dem endgültigen Versuchsraum. Nachdem die Tiere dort eingewöhnt waren, begann ich wieder mit zwei Näpfen, konnte die Anzahl aber am gleichen Tage schon auf sechs steigern, ohne einen Leistungsabfall zu beobachten. Damit war allerdings auch die obere Grenze erreicht. Nach diesen zwei Arbeitstagen entstand wieder eine längere Pause von eineinhalb Monaten.

Am 2. 8. 1962 wurde mit der Dressur auf hell gegen dunkel begonnen. (Grau Nr. 15 war Bezugswert). Die Durchführung dieser

Versuche sollte zeigen, wie gut das Helligkeitsunterscheidungsvermögen ausgeprägt ist, ob also die Möglichkeit anzunehmen wäre, daß die später zu testenden Farben in ihrem Helligkeitswert zufällig zwischen zwei Graustufen liegen könnten.

In zwei-fach-Wahl wurden zwei Versuchsreihen durchgeführt. In der ersten wurden nacheinander grau Nr. 1 bis 14 (negativ) gegen grau Nr. 15 (positiv), in der zweiten Reihe grau Nr. 29 bis 16 (negativ) gegen grau Nr. 15 (positiv) geboten. Die Um-dressur war schwierig, weil die Tiere früher grau als negativ kennengelernt hatten. Nach vier Tagen bot ich drei Näpfe (alles mit vorherbestimmtem Seitenwechsel). Zur größeren Sicherheit führte ich die entscheidenden Tests bei den enger zusammenliegenden Graustufen, jedoch nur mit zwei Näpfen durch. Es stellte sich heraus, daß das Helligkeitsunterscheidungsvermögen der Erdmännchen nicht gut ist.

Bei den großen Helligkeitsunterschieden erreichten beide Tiere fast ausschließlich positive Ergebnisse, sie sanken aber schnell, wenn die Zwischenräume zwischen den gebotenen Graustufen enger wurden. Das Unvermögen, die Tafeln auseinanderzuhalten, zeigte sich im wahllosen Abwerfen der Deckel, bzw. im Auftreten von Seitenstetigkeit. Zur Sicherung der Ergebnisse schaltete ich Zwischentests mit weiter auseinanderliegenden Graustufen ein. Hierbei verschwanden sowohl Seitenstetigkeit, als auch das wahllose Abwerfen der Deckel. (Siehe Tabelle 3 S. 21).

Man erhält hier als Berechnungsbeispiel aus dem Verhältnis 18:32 einen Grenzwert:

gefunden	:	18	:	32
erwartet	:	<u>25</u>	:	<u>25</u>
D	:	7	:	7
D ²	:	49	:	49
D ² /I	:	1,96	:	1,96
S	:	<u><u>3,92</u></u>		

Die Berechnung ergibt also ein χ^2 von 3,92; dieser Wert ist größer als der Grenzwert für 5% Überschreitungswahrscheinlichkeit ($\chi^2 = 3,84$, siehe Seite 19). Daraus läßt sich schlies-

sen, daß eine so große Abweichung nicht zufällig entstanden sein dürfte. Somit kann man sagen, daß alle Abweichungen, die größer als 18:32 sind, echt sind, also die Erdmännchen so große Helligkeitsdifferenzen wirklich unterscheiden konnten. Das bedeutet, daß die Ergebnisse von 11 - 15, 12 - 15, 13 - 15, 14 - 15 ganz zufällig entstanden sein könnten, während die von 7 - 15, bzw. 21 - 15 usw. mit genügender Aussagesicherheit als echtes Unterscheidungsvermögen anzusehen sind.

Tabelle 3

Ergebnisse der Versuche über das Helligkeitsunterscheidungsvermögen.

Grau Nr.	m	w
1 - 15	0 : 50	1 : 49
7 - 15	6 : 44	7 : 43
11 - 15	19 : 31	18 : 32
12 - 15	19 : 31	20 : 30
13 - 15	20 : 30	23 : 27
14 - 15	22 : 28	23 : 27
16 - 15	28 : 22	28 : 22
17 - 15	28 : 22	26 : 24
18 - 15	25 : 25	28 : 22
19 - 15	27 : 23	28 : 22
21 - 15	35 : 15	34 : 16
23 - 15	38 : 12	36 : 14
25 - 15	46 : 4	45 : 5
27 - 15	43 : 7	41 : 9
29 - 15	49 : 1	43 : 7

Links die gebotenen Graustufen, rechts das Verhältnis von Positiv- zu Negativwahlen von Männchen (m) und Weibchen (w).

Für die Grauwerte gab es keine festliegenden Plätze, ihre Lage war immer insofern dem Zufall überlassen, als sie am Anfang der Testreihe wahllos über die Näpfe verteilt wurden und im Laufe der Versuche jeweils den Platz mit der Farbe tauschten. Es wurde den Tieren also immer ein neues Bild geboten. Wechselte die Farbe den Platz, so waren ihr jedesmal andere Grauwerte benachbart.

a) Gelb gegen grau

Gelb war die erste Testfarbe. Nach sechs Dressurtagen (3. bis 8.9.) beherrschten die Tiere die Aufgabe. In den folgenden vier Tagen wurden die definitiven Testreihen durchgeführt.

Hier folgen zwei Protokollbeispiele aus zwei Versuchsreihen (Ausschnitte):

1. gelb gegen grau Nr. 1 bis 5	2. gelb gegen grau Nr. 11 bis 15
gelb lag auf Platz Nr.	gelb lag auf Platz Nr.
3 +	4 +
5 +	5 +
2 +	5 +
5 +	5 +
5 +	5 - (15)
4 +	2 +
2 +	1 +
1 +	2 +
1 +	5 +
4 +	4 +

n = 50 Versuche in jeder Reihe

+ = Richtigwahl; - = Falschwahl

in Klammer der fälschlich gewählte Grauwert.

Tabelle 4

Ergebnis der Versuche gelb gegen grau

Gelb Nr. 655 - 2 C

Grau Nr.	m	w
1 - 5	50 : 0	49 : 1
6 - 10	50 : 0	48 : 2
11 - 15	49 : 1	49 : 1
16 - 20	49 : 1	50 : 0
21 - 25	49 : 1	48 : 2
26 - 29	47 : 3	46 : 4

Links die gebotenen Graustufen, rechts das Verhältnis der Positiv- und Negativwahlen von Männchen (m) und Weibchen (w).

b) Rot gegen grau

Die Dressur dauerte vom 16. 9. bis 18. 9., während der Test am 22. 9. beendet war.

Tabelle 5

Ergebnis der Versuche rot gegen grau

Rot Nr. 279 - 8 B

Grau Nr.	m	w
1 - 5	50 : 0	49 : 1
6 - 10	48 : 2	48 : 2
11 - 15	47 : 3	49 : 1
16 - 20	47 : 3	45 : 5
21 - 25	48 : 2	47 : 3
26 - 29	49 : 1	49 : 1

Links die gebotenen Graustufen, rechts das Verhältnis der Positiv- und Negativwahlen von Männchen (m) und Weibchen (w).

c) Blau gegen grau

Aus der längeren Dressur- und Testdauer ist zu ersehen, daß bei blau Schwierigkeiten auftraten. Vom 23. 9. bis 26. 9. dauerte die Dressur, bei der immer wieder Zwischendressuren mit

schon beherrschten Farben eingeschaltet werden mußten, um den Tieren wieder Sicherheit zu geben. (Vgl. unten +).

Die Tests fanden in der Zeit vom 26. 9. bis 4. 10. statt.

Tabelle 6
Ergebnisse der Versuche blau gegen grau
Blau Nr. 1143 - 2 B

Grau Nr.	m	w
1 - 5	48 : 2	46 : 4
6 - 10	46 : 4	45 : 5
11 - 15	46 : 4	44 : 6
16 - 20	44 : 6	43 : 7
21 - 25	43 : 7	45 : 5
26 - 29	45 : 5	46 : 4

Links die gebotenen Graustufen, rechts das Verhältnis von Positiv- und Negativwahlen von Männchen (m) und Weibchen (w).

d) Grün gegen grau

Die Dressur erfolgte am 10. und 11.10. Hiernach trat eine Pause von ca. 2 1/2 Monaten ein. Erst am 26.12. wurde erneut mit der Dressur auf grün begonnen. Die Tiere fanden sich sofort in die Aufgabe zurück, schon am 27.12. begannen die Tests und waren am 29.12. beendet.

Tabelle 7
Ergebnisse der Versuche grün gegen grau
Grün Nr. 946 - 6 G

Grau Nr.	m	w
1 - 5	48 : 2	48 : 2
6 - 10	48 : 2	47 : 3
11 - 15	48 : 2	49 : 1
16 - 20	47 : 3	47 : 3
21 - 25	49 : 1	29 : 1
26 - 29	50 : 0	49 : 1

Links die gebotenen Graustufen, rechts das Verhältnis von Positiv- und Negativwahlen von Männchen (m) und Weibchen (w).

+ DÜCKER hat (1957) bei schwierigen Unterscheidungsstufen, wenn die Tiere dadurch arbeitsunwillig wurden, Versuche mit solchen Graupapieren zwischengeschaltet, die die Tiere in vorhergehenden Versuchen richtig von der Farbe unterschieden hatten.

In der ersten Januarwoche des Jahres 1963 bot ich zur Absicherung der Ergebnisse abwechselnd mit der Dressurfarbe eine Farbe der entsprechenden Reihe mit hellerem Grauwert gegen die Graustufen. Der Farbton ist gleich, er ist nur durch Beimischung von weiß aufgehellt worden (Nr. der Papiere siehe Seite 17).

3. Histologische Untersuchungen der Retina:

Zur Untermauerung der in den Dressurversuchen gewonnenen Ergebnisse sollte der Beweis erbracht werden, daß auch die histologischen Voraussetzungen für das Farbsehen bei den Suricaten vorhanden sind. Da es sich um ausgesprochene Tagtiere handelt, erwartet man bei ihnen zumindest eine aus Stäbchen und Zapfen zusammengesetzte Netzhaut. Bei Nachttieren dagegen wäre mit Stäbchen allein oder mit nur sehr wenig beigemischten Zapfen zu rechnen. Nach der Duplizitätstheorie (v. KRIES 1904, 1923) ermöglichen nämlich die Zapfen der Netzhaut das Tagsehen und die Stäbchen das Dämmerungssehen. Die wenig adaptionsfähigen Zapfen stellen die farbempfindlichen Elemente dar, während die Stäbchen auf Farben nicht ansprechen, dafür aber sehr adaptionsfähig sind.

Auf den drei vergleichenden Abbildungen 8, 9 und 10 ist der morphologische Unterschied zwischen den beiden Retina-Elementen Stäbchen und Zapfen deutlich gemacht.

Die Abbildungen 8 und 9 zeigen einen Sagittalschnitt durch das Genettenauge. Daraus ist zu ersehen, daß die Kerne der Stäbchen klein sind und eine runde, dichte in Schollen zerfallende Chromatinstruktur haben. In der gleichen Schnittebene des Mungoauges (Abb. 10) sind Zapfen dargestellt. Diese haben große, ovale Kerne und zeigen eine aufgelockerte Chromatinstruktur ohne Schollenbildung.

Als weiteres Unterscheidungsmerkmal einer Stäbchen- und Zapfennetzhaut gilt die Membrana limitans externa, die bei der Stäbchennetzhaut allenfalls als sehr zarte Linie (DÜCKER 1959, Abb. 9) bei der Zapfennetzhaut aber kräftig ausgebildet ist (Abb. 10, 14 und 15).

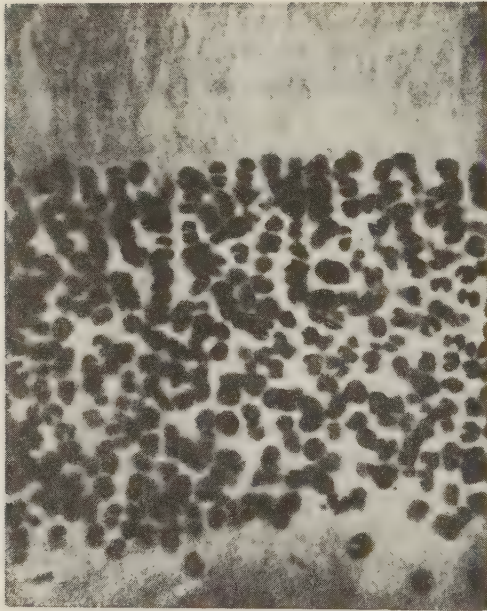


Abbildung 8

Abb. 8: Schicht der äußeren Körner beim
Genettenauge. Vergr. 620 fach
(Sagittalschnitt)



Abb. 9: Stäbchenkerne der Genettenretina
mit charakteristischer Zweitei-
lung des Chromatins.

Verg. 2300-fach, Azan n. DÜCKER
(1959).



Abb. 10: Links Sagittalschnitt durch das Auge des Mungos

1 äußere Körnerschicht

2 Membrana limitans externa

3 Schicht der Rezeptoren.

Vergrößerung 1330-fach.

Rechts isolierter Zapfen und Stäbchenkern

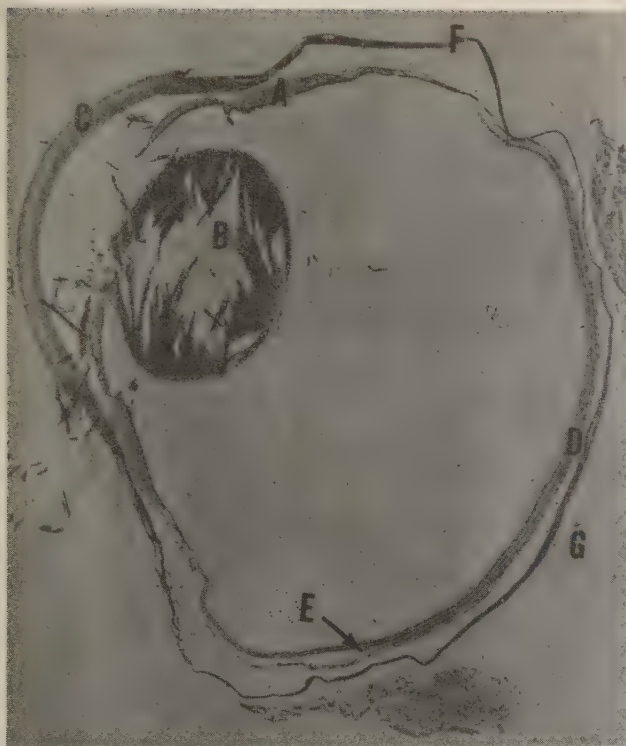
Vergrößerung 2475-fach.

A Stäbchenkern vom Mungo

B Zapfen vom Mungo.

Anm. zu Abb. 8, 9, 10 Nach DÜCKER, Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie Bd. 51, S. 43-49 (1959 Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg.

Für die freundliche Überlassung dieser Abbildungen möchte ich an dieser Stelle meinen besonderen Dank aussprechen.



- A Akkomoda-
tionsmuskel
(M.ciliaris)
- B Linse
- C Cornea
- D Retina
- E Chorioides
- F Sklera
- G Tractus
opticus.

Abb. 11: Schnitt durch das Auge von *Suricata suricatta* (Erdmännchen)

Vergrößerung 2,8-fach.

Färbung HE.



Abb. 12: Ausschnitt aus Abb. 11 im Bereich der Area centralis. Vergrößerung 10-fach, Färbung HE.

Zur Durchführung der eigenen Untersuchungen wurde ein Erdmännchen mit Thiogenal getötet und vom Herzen aus mit körperwarmer Ringerlösung und anschließend zur bestmöglichen Fixierung mit Stievegemisch (Zusammensetzung des Fixationsgemisches nach STIEVE : 76 ccm gesättigte, wässrige Sublimatlösung, 20 ccm Formol, 4 ccm Eisessig) durchspült. Die Augen wurden sofort in toto enucleiert und im gleichen Fixationsgemisch nachfixiert. Die Einbettung erfolgte in Paraffin - Celloidin. Die Saggittalschnitte wurden mit Hämatoxilin-Eosin und Azan nach HEIDENHEIM gefärbt.

Im Überblick über den Gesamtschnitt des Auges (Abb. 11) sind die verschiedenen Schichten zu erkennen: Tractus opticus, Sclera, Chorioides, Retina, Cornea, Linse und ein kräftiger Akkomodationsmuskel (M. ciliaris); mit ihm sind die Beobachtungen in Einklang zu bringen, daß die Tiere sowohl in großen als auch in geringen Entfernungen außerordentlich scharf sehen. (HECK, 1955 und eigene Beobachtungen).

Gegenüber der Eintrittsstelle des Tractus opticus zeigt sich eine stark ausgeprägte Area centralis (Abb. 12). In ihr sind alle Schichten der Netzhaut verbreitert. Als leichte Andeutung erkennt man eine Fovea centralis externa (Abb. 12 H), eine Fovea centralis interna, wie sie beim Menschen vorkommt, gibt es nicht. (Siehe Abb. 12 und 13).

Auffallend ist die Dickenzunahme der einzelnen Schichten in diesem Bereich. Dabei nehmen sowohl die innere Faser- als auch die innere Körnerschicht stärker zu als die beiden entsprechenden äußeren Schichten. Auch bei der Nervenzellschicht ist eine Dickenzunahme festzustellen. (Siehe auch Abb. 13).

In den Gebieten außerhalb der stark ausgeprägten Area centralis zeigt die äußere Körnerschicht durchweg nur drei bis vier Kernreihen übereinander, während die innere sechs bis sieben erkennen läßt. (Siehe Abb. 12, Seite 29).

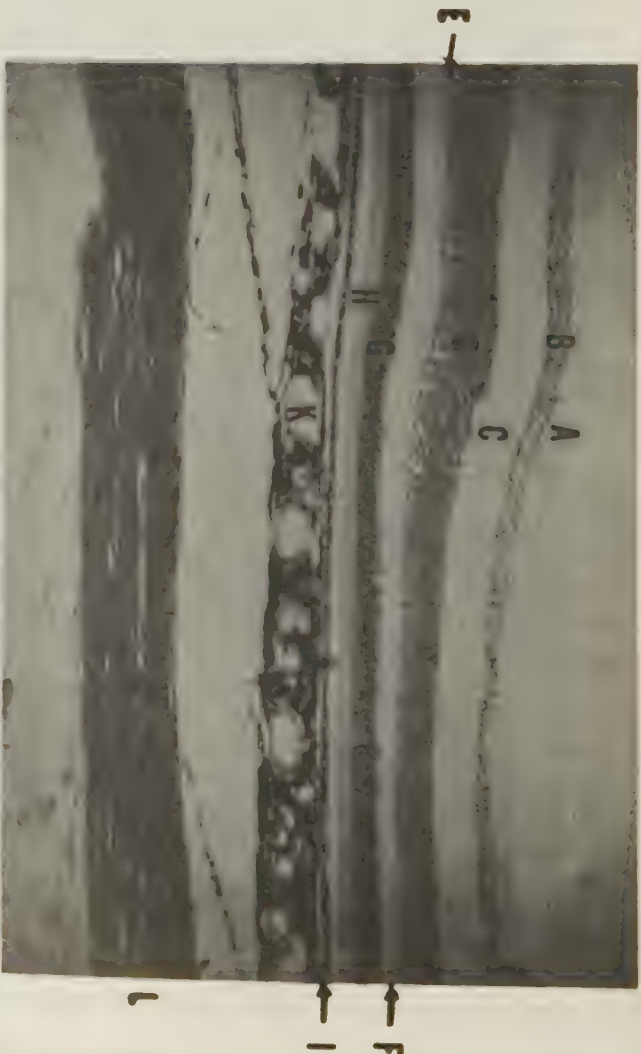
Im Bereich der Area selbst verbreitern sich die Schichten auf sieben bis acht Reihen in der äußeren Körnerschicht und auf ca. fünfzehn Kernlagen in der inneren.

Abb. 13.

Schichten-
gliederung
in der Area
centralis.

Vergrößerung
25,2-fach.

Färbung HE.



- | | | | |
|---|----------------------------------|---|---------------------------------|
| A | Nervenfaserschicht (III.Neuron) | G | Äußere Körnerschicht (I.Neuron) |
| B | Nervenzellschicht | H | Schicht der Zapfen |
| C | Innere reticuläre Schicht | I | Pigmentepithel |
| D | Innere Körnerschicht (II.Neuron) | K | Chorioides |
| E | Äußere reticuläre Schicht | I | Sklera |
| F | Henle'sche Faserschicht | | |

Die Opticusganglienschicht (III. Neuron - nach KRÖLLING, Grau) wird auf drei bis fünf Reihen verdickt.

In der Abbildung 13 ist die Schichtenfolge der Retina deutlich zu erkennen. Es folgen einander von innen nach außen: A Nervenfaserschicht, B Nervenzellschicht, C innere reticuläre Schicht, D innere Körnerschicht, E äußere reticuläre Schicht, F Henle'sche Faserschicht, G äußere Körnerschicht, H Schicht der Zapfen, J Pigmentepithel, K Chorioides, L Sclera.

Die für die Reizaufnahme und -umformung verantwortlichen Rezeptoren (Transduktoren) werden von einer Membrana limitans externa (Abb. 14 B) (bestehend aus den Endausläufern der sogenannten Müllerschen Stützzellen) so umschlossen, daß der lichtempfindliche Rezeptorenteil (Abb. 14 C) pigmentepithelwärts und der kernhaltige Abschnitt (I. Neuron - Abb. 14 A) entgegengesetzt liegt. Die Möglichkeit der engen Kontaktnahme zwischen Rezeptoren und Pigmentepithel spielt bei dem Vorgang des Sehens eine große Rolle. Bei starkem Lichteinfall tritt eine gewisse Schutzwirkung gegen übermäßige Reizung ein, indem sich Ausläufer des Pigmentepithels mantelartig um die Rezeptoren legen; bei schwacher Beleuchtung dagegen tritt das Gegenteil ein, das Pigment wird zurückgezogen und gestattet so eine bessere Aufnahme der geringen Lichtmenge.

Die Henle'sche Faserschicht (Abb. 13 F) besteht aus den Neuriten der Rezeptoren (Stäbchen und Zapfen, I. Neuron, Abb. 14 A).

Die äußere Faserschicht (Abb. 13 E) wird von Dendriten der Zellen gebildet, die die innere Körnerschicht (II. Neuron, Abb. 13 D) darstellen. Die Zellen der inneren Körnerschicht (Abb. 13 D) dienen der Reizüberleitung von der äußeren Körnerschicht (I. Neuron, Abb. 13 G) auf die Opticusganglienzellschicht (III. Neuron, Abb. 13 B).

Die zwischen den II. und III. Neuron liegende innere Faserschicht (Abb. 13 C) stellen die Neuriten bzw. Dendriten der beiden Zellschichten dar. Die Neuriten der Opticusganglienzellen (Nervenfaserschicht, Abb. 13 A) laufen später zum Sehnerven zusammen.



Abb. 14. Vergrößerung des unrandeten Abschnittes aus Abb. 12.

Vergrößerung 160-fach, Färbung HB.

A Kerne der Rezeptoren (I. Neuron)

B Membrana limitans externa (dunkle Linie)

C1 Innenglieder der Rezeptoren

C2 Außenglieder der Rezeptoren

D Pigmentepithel

E Chorioides.

Die für das Farbsehen entscheidende Schicht der Retina, die äußere Körnerschicht, ist aus den Abbildungen 14 und 15 zu ersehen. Die im Schrägschnitt getroffenen Kerne weisen das charakteristische Aussehen von Zapfen auf. Sie sind zum weitesten Teil, vermutlich sogar alle, groß, oval und zeigen eine aufgelockerte Chromatinstruktur. Ihre Form ist nie so rund wie das bei den kleineren, mit kompakten Chromatinschollen versehenen Stäbchenkernen der Fall ist. (Siehe Abb. 8 und 9).

Alle übereinanderliegenden Kernlagen zeigen hier die gleiche Form und Chromatinstruktur, stellen also nur einen Kerntyp dar. Nach DÜCKER besteht in der Lage der Stäbchen- und Zapfenkerne zur Membrana limitans externa eine Beziehung. Die Zapfenkerne liegen der Membran unmittelbar und dicht geschlossen an, während die Stäbchenkerne weiter entfernt sind. Abb. 14 und 15 zeigen eine sehr deutliche membrana limitans externa.

Ein Tapetum cellulosum konnte nicht nachgewiesen werden. Im Fundusbereich ist die Zahl der Pigmentgranula vermindert. Diese beiden Befunde sprechen dafür, daß die Tiere in der Dämmerung (hell-dunkel) nicht gut sehen können. Geringe Lichtintensitäten erreichen besonders dann die "Stäbchenchwelle", wenn ein Tapetum zur doppelten Ausnutzung des einfallenden Lichtes vorhanden ist.

Die Stäbchen bedürfen nur einer geringen Lichtmenge zur Reizung, dahingegen liegt die Reizschwelle für Zapfen, die sogenannte "Zapfenschwelle" (v. KRIES), erheblich höher als für Stäbchen. Nach v. KRIES werden die Zapfen ganz aus der Funktion ausgeschaltet, sobald die Beleuchtung unterhalb eines gewissen Wertes, nämlich der "Zapfenschwelle" bleibt.

Beim Menschen ist die sogenannte "foveale Nachtblindheit" bekannt. Sie resultiert aus der Tatsache, daß sich in der Fovea centralis nur Zapfen befinden. Dazu schreibt v. KRIES (1923): "Die Stelle des deutlichsten Sehens ist hemeralopisch, das normale Sehorgan zeigt unter diesen Bedingungen (nämlich bei Dunkeladaptation) die Erscheinungen eines kleinen zentralen Skotoms."

Anm. Die Abbildungen 4, 5, 6, 11, 12, 13, 14, 15 sind im Veterinär-Physiologischen Institut Gießen angefertigt worden.

4. Überblick über die Ergebnisse der verschiedenen Versuche:

- a) Die Ergebnisse der Versuche über das Unterscheidungsvermögen verschiedener Helligkeitsstufen:

Die Erdmännchen können eng beieinanderliegende Graustufen nicht sicher von einander unterscheiden. Wie aus Tabelle 3 (siehe Seite 21) hervorgeht, können die Tiere vier nebeneinander liegende Graustufen nicht sicher von einander trennen. Weiterhin zeigt diese Tabelle, daß die Erdmännchen nur hell von dunkel zu unterscheiden gelernt haben; sie waren nicht in der Lage, die Tafel Nr. 15 als solche zu erkennen.

Das läßt den Schluß zu, daß die Abstufung der Grautöne fein genug war. Es ist unwahrscheinlich, daß eine der getesteten Farben zufällig im Helligkeitswert zwischen zwei Graustufen liegt, zumal von allen Farben zur Sicherheit zwei Helligkeitsstufen geprüft wurden.

- b) Die Ergebnisse der Versuche über das Unterscheidungsvermögen verschiedener Farben von Graustufen:

Bei diesen Untersuchungen handelt es sich um eine einheitliche Versuchsdurchführung in sechs- fach bzw. fünf- fach - Wahlen. Daraus ergeben sich bei zufälliger Verteilung nur ein sechstel (bzw. ein fünftel) der Fälle Richtigwahlen als Erwartungswert (Idealzahl, siehe Seite 19), d.h. die Tiere wählten in einer Serie von fünfzig Versuchen acht bis neun mal die Farbe.

Von diesem Idealwert (bei zwei-fach-Wahl $50:2 = 25:25 = I$; bei fünf-fach-Wahl $50:5 = 10:40 = I$; bei sechs-fach-Wahl $50:6 = 8,33:41,67 = I$; $50 = \text{Anzahl der Versuche}$) muß man wieder mit zufälligen Abweichungen rechnen; diese Zufälligkeit wird umso unwahrscheinlicher, je größer die Abweichung wird. Wenn sie eine bestimmte Größe erreicht hat, kann man von einem echten Unterscheidungsvermögen sprechen.

Die biometrische Berechnung erfolgt wieder nach dem χ^2 - Verfahren (siehe Seite 28)

Die Signifikanzgrenze liegt hier bei 14 : 36 (16 : 34) ‡)

Die niedrigsten tatsächlich gefundenen Werte für die einzelnen Farben sind folgende:

für gelb ; 46 : 4 (fünf-fach-Wahl)	2 = 162,4
für rot ; 45 : 5 (sechs-fach-Wahl)	2 = 193,5
für blau ; 43 : 7 (sechs-fach-Wahl)	2 = 173,1
für grün ; 47 : 3 (sechs-fach-Wahl)	2 = 215,1

Die in den Dressurversuchen gefundenen Verhältnisse von Positiv- zu Negativ-Wahlen sind so, daß die Differenzen in jedem Falle signifikant sind. Es kann daher gesagt werden, daß bei den Suricaten ein echtes Unterscheidungsvermögen für Farben vorliegt.

c) Das Ergebnis der histologischen Untersuchung:

Das histologische Bild der Retina von *Suricata suricatta* zeigt im Schrägschnitt nur Zapfen. Die Retina entspricht somit einer ausgesprochenen Tageslichtnetzhaut, die ein Farbumscheidungsvermögen erwarten läßt.

C. Diskussion der Ergebnisse

Wie schon erwähnt, ist für das Farbsehen einerseits der spezifische Bau des Auges Voraussetzung, zum anderen die volle Funktionsfähigkeit des Sehzentrums. Beide müssen zusammenwirken, um im Experiment zu positiven Ergebnissen zu kommen. Andererseits sollte bei der Prüfung des Farbsehvermögens nicht nur eine Methode isoliert angewendet werden, da es dabei zu so widersprüchlichen Ergebnissen kommt wie sie in der Literatur z.B. für die Katze zu finden sind.

Die Katze ist ein besonders gutes Beispiel, um zu zeigen, wie weit die Befunde differieren können bei isolierter Anwendung einer einzigen Methode. So schloß GRANIT auf Grund seiner elektrophysiologischen Untersuchungen, daß die Katze ein farb-

‡) Anm.: In Klammer der Wert für die fünf-fach-Wahl.

Anm.: Herrn Dr. RUNDFELDT, Institut für Statistik und Biometrie der Tierärztlichen Hochschule Hannover danke ich sehr für seine wertvolle Unterstützung bei der statistischen Auswertung der Versuchsergebnisse.

tüchtiges Auge haben müsse, seine Ansicht wird von WALLS gestützt, der sagt, daß die Katzenretina ebenso viele Zapfen aufweist wie die des Menschen außerhalb der Fovea.

Verschiedene Autoren kommen auch nach Dressurversuchen zu dem Schluß, daß die Katzen Farben sehen könnten, jedoch scheinen dabei nicht sicher genug sekundäre Lösungsschlüssel (Geruch, unterschiedliche Oberflächenbeschaffenheit der Farbtafeln) ausgeschlossen worden zu sein; andere dagegen haben im Experiment negative Ergebnisse gefunden.

DÜCKER kombinierte die Ergebnisse aus Dressur und histologischer Untersuchung (1957 und 1959) und kam zu dem Schluß, daß ein Farbsehvermögen nicht vorliegt. Sie fand nämlich keine Zapfen und hatte negative Dressurversuche zu verzeichnen. Zieht man zusätzlich die Aktivitätsperiode der Tiere (die Nacht bei der Katze) bei der Betrachtung mit heran, kann an sich gar kein farbtüchtiges Auge erwartet werden, es hätte rein biologisch gesehen gar keinen Sinn.

Überträgt man das eben Gesagte nun auf die Gruppe der Verriden (Schleichkatzen), in der sich sowohl Nacht- bzw. Dämmerungstiere als auch Tagtiere befinden, wird man sehr heterogene Ergebnisse erwarten dürfen.

Nach bisher vorliegenden Resultaten stimmen hier sowohl Lebensweise (Aktivitätsperiode) einerseits als auch Dressurversuche und anatomische Befunde andererseits überein.

Die Genette, ein Nachttier, ist farbenblind (DÜCKER 1957), sie hat eine reine Stäbchennetzhaut. Die Zibetkatze, ein Dämmerungstier, hat einen schwach entwickelten Farbensinn, sie ist blau-gelb-blind. Ihre Retina dürfte nur wenige Zapfen aufweisen, diese Tatsache bliebe durch ergänzende Untersuchungen noch zu klären. Der Mungo, ein ausgesprochenes Tagtier, ist im Experiment farbtüchtig und weist in der Retina sowohl Stäbchen als auch Zapfen auf.

Bei den Suricaten als reinen Tagtieren dürfte daher von vornherein mit einem ähnlichen Ergebnis gerechnet werden.

Nach eigenen Untersuchungen scheinen jedoch die Erdmännchen das am stärksten für das Farbsehen vorgebildete Auge zu haben. Ihre Retina zeigt an Hand der Schrägschnittbilder, überwiegend Zapfen. Es wäre sogar möglich, daß im Tangentialschnitt ausschließlich Zapfen zu sehen wären. Da Stäbchen nur sehr spärlich vorkommen oder ganz fehlen, kann man die Möglichkeit guten Dämmerungssehens ausschließen, dafür aber Farbsehvermögen vermuten. Weitere Argumente für eine Tageslichtnetzhaut sind das Fehlen des tapetum cellulosum und die Verminderung der Pigmente im fundus oculi.

Dieser histologische Befund stützt die im Dressurverfahren gefundenen Ergebnisse, nämlich daß die Tiere einen sehr stark ausgeprägten Farbensinn, aber ein schwaches Dämmerungssehen haben. Es wurden alle vier getesteten Grundfarben mit einer Sicherheit von 86% bis 100%, sogar in fünf-fach- bzw. in sechs-fach-Wahlen von den dagegen getesteten 29 Graustufen unterschieden. Dabei ist die Tatsache interessant, daß auch ich bei den Erdmännchen mit blau die schlechtesten Ergebnisse erzielte, wie dies schon bei verschiedenen anderen Tieren nachgewiesen worden ist.

Die Zibetkatze z.B. (DÜCKER 1957) ist für diese Farbe blind. Sie erreichte nur im dunklen Graubereich "Richtigwahlen"; im mittleren (grau Nr. 13, 14) verwechselt sie die Tafeln, schließlich fallen die positiven Ergebnisse rasch von nahezu 100% auf ca. 5% bei grau Nr. 1 - 4 ab.

Die Giraffe (BACKHAUS 1959) dagegen sieht zwar blau, aber offensichtlich schwach. Sie hat schon zu Beginn der Dressur Schwierigkeiten; in den ersten Versuchen kommt sie über 7 bis 23% Positivwahlen nicht hinaus, schließlich verweigert sie die Wahl ganz. Nach Zwischentests mit anderen Farben und einer Pause wählt die Giraffe blau mit positiven Ergebnissen, die zwischen 65% und 70% liegen. Es bleibt die Frage offen, aus welchen Gründen dieses merkwürdige Ergebnis zustande kam.

Bei den Suricaten bewegten sich die erzielten Ergebnisse bei blau zwischen 86% und 92% Positivwahlen, während sie bei gelb zwischen 92% und 100%, bei rot zwischen 90% und 100% und bei grün zwischen 94% und 100% lagen.

Dennoch besteht kein Zweifel an der statistischen Sicherung der Ergebnisse.

Diese im Experiment erhaltenen Ergebnisse können als gesichert gelten, weil in vorhergehenden Versuchen festgestellt wurde, daß das Helligkeitsunterscheidungsvermögen relativ schlecht ist. Der mittlere von 29 Grauwerten (Nr. 15) wurde gegen alle anderen getestet. Solange die hellen Stufen zur Wahl standen, wurde der richtige Deckel abgeworfen, auf der anderen Seite von Grau Nr. 15 wurde jedoch immer der jeweils dunkelste Deckel, also falsch, gewählt. In dem mittleren Bereich um die Tafel Nr. 15 warfen die Tiere innerhalb von jeweils vier Graustufen wahllos ab, d.h., sie konnten die Tafeln nicht unterscheiden.

Die Tiere lernten zwar ein dunkles Grau von einem hellen zu unterscheiden, nicht aber eine bestimmte Tafel von der anderen.

Es kann daher angenommen werden, daß keine der getesteten Farben, zumal sie alle in zwei Helligkeitsstufen geprüft wurden, zwischen zwei Graustufen gelegen haben kann und somit nur als ein anderer Grauwert gesehen wurde.

Neben diesem Unsicherheitsfaktor wurden auch alle sekundären Lösungsschlüssel nach Möglichkeit ausgeschlossen. Auf konstante Lichtverhältnisse wurde größter Wert gelegt.

Auf Grund der im Versuch erzielten Ergebnisse und der histologischen Befunde an der Retina kann gesagt werden, daß die Erdmännchen Farben unterscheiden können.

Leider konnten aus technischen Gründen keine elektrophysiologischen Untersuchungen durchgeführt werden. Sie hätten das Bild noch weiter abrunden können.

Es müßte möglich sein, durch Beobachtungen oder spezielle Untersuchungen den Aktivitätsrhythmus der auf Farbtüchtigkeit zu prüfenden Tiere festzustellen. So lassen sich von vornherein ungeeignete, nämlich nachts aktive, Tiere ausschließen, da man bei ihnen nur mit Stäbchen in der Retina zu rechnen hat. Tagsaktive Tiere dagegen lassen zusätzlich zu Stäbchen Zapfen oder ausschließlich Zapfen erwarten.

Man hat versucht, anhand der Bestimmung des Adrenalinogenspiegels im Blut beim Menschen die Zeiten maximaler Aktivitätsbereitschaft und der Ruhe zu bestimmen. Diese Methode hat sich für den Menschen und verschiedene Labortiere als brauchbar erwiesen und es wäre zu prüfen, ob diese Methode zur Klärung bestimmter Fragen aus der Sinnes- und Verhaltensphysiologie routinemäßig angewendet werden kann.

Hierbei sind Fehler insofern möglich, als sich ursprünglich nachtaktive zu tagaktiven Tieren entwickelt haben können, z.B. der Hund. Bei dieser Tierart treten schon bei den üblichen Prüfungsarten Widersprüche auf.

Um Fehler, ganz gleich welcher Art, zu vermeiden, sollte daher keine Untersuchungsmethode isoliert angewendet werden.

D. Zusammenfassung

Ein Wurf von *Suricata suricatta* wurde mutterlos mit einer in der Hundeaufzucht bewährten Milchzusammensetzung aufgezogen. Zwei Tiere (1,1) wurden mit 29 Graustufen zunächst auf das Helligkeitsunterscheidungsvermögen getestet. Es ist nicht besonders gut ausgeprägt. Vier nebeneinanderliegende Graustufen werden nicht sicher getrennt.

Die Dressuren auf Farbe gegen Grautöne wurden in sechs- bzw. fünf-fach-Wahlen durchgeführt. Die Tiere unterschieden die vier Grundfarben Gelb, Grün, Rot und Blau in je zwei Helligkeitsstufen sicher von 29 Graustufen. Bei Blau erzielten sie die relativ schlechtesten Ergebnisse.

Als Ergänzung konnte die Retina histologisch untersucht werden. Mit dem Überwiegen der Zapfen bietet sie das Bild einer ausgesprochenen Tageslichtnetzhaut. Dieser Befund stützt die Resultate der Dressurversuche.

Zum Abschluß meiner Arbeit möchte ich den Herren Professoren Dr. Dr. h.c. V. Horn und Dr. Dr. h.c. B. Grzimek für die Stellung sowie Überlassung des Themas und die jederzeit erwiesene Unterstützung danken.

Herrn Professor Dr. J. Rohen danke ich ganz herzlich für die wertvolle Hilfe bei der Durchführung der histologischen Untersuchungen.

Mein besonderer Dank gilt einmal dem Zoologischen Garten Frankfurt/Main, der mir die Durchführung der Versuche ermöglichte und zum anderen Herrn Dr. M. Maennicke, der mir allezeit unermüdliche Hilfe leistete.

Für die graphische Ausgestaltung der Arbeit danke ich Herrn A. Drews.

E. Literaturangaben

- BACKHAUS, D. Experimentelle Untersuchungen über die Sehschärfe und das Farbsehen einiger Huftiere. Z. Tierpsychol. 16, 445, (1959)
- BACKHAUS, D. Experimentelle Prüfung des Farbsehvermögens einer Massai-Giraffe (*Giraffa camelopardalis tippelskirchi* Matschi 1898). Z. Tierpsychol. 16, 468, (1959)
- BAUMANN Baumanns Neue Farbtonkarte, System Prase, Verlag Baumann, Aue Sachsen
- BIERENS DE HAAN, J.A. und FRIMA, M. Versuche über den Farbensinn der Lemuren. Z. vgl. Physiol. 12, 3./4. Heft, (1930)
- BIRUKOW, G. in Z. vgl. Physiol. v. 27, (1939)
- BUCHMOLTZ, C. Untersuchungen über das Farbsehen der Hauskatze. Z. Tierpsychol. 9, 462, (1952)
- BUDDENBROCK, W.v. Vom Farbensinn der Tiere. Kosmos, Stuttgart, (1952)
- BUDDENBROCK, W.v. Vergleichende Physiologie. I Sinnesphysiologie. Birkhäuser, Basel (1952)
- COLVIN, J.S. und BURFORD, C.C. Color perception of three dogs, a cat and a squirrel. Psychol. Rev. Psychol. Monogr. 11, 1, (1909)
- DEVOSS, J. und GANSON, R. Colorblindness in cats. J. Animal Behaviour, 5, 115, (1915)
- DÜCKER, G. Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden. Zoolog. Beiträge, NF 3, 25, (1957)
- DÜCKER, G. Fortschritte in der Ermittlung des Farbsehens bei Säugetieren. Naturwissenschaftl. Rundschau, 11, 405, (1959)
- DÜCKER, G. Untersuchungen an der Retina einiger Viverriden. Z. f. Zellforschung 51, 43, (1959)

- DÜCKER, G. Brutpflegeverhalten und Ontogenese des Verhaltens bei Suricaten (*Suricata suricatta*, Schreb., Viverridae).
Behaviour, 19, 305, (1962)
- EWER, R.F. The Behaviour of the Meerkat, *Suricata suricatta* (Schreber).
Z. Tierpsychol. 20, 570 (1963)
- GRANIT, R. The spektral properties of the visual receptors of the cat.
Acta physiol. scand. 5, 219, (1943)
- GRANIT, R. Sensory mechanism of the retina.
Oxford Univ. Press London, (1947)
- GREGG, F.M., JAMISON, E., WILKIE, R. und RADINSKY, Th. Are dogs, cats and Raccoons colorblind?
J. Comp. Psychol. 9, 379, (1929)
- GRETHER, W.F. Chimpanzee color vision.
J. Comp. Psychol. 29, 167, (1940)
- GRZIMEK, B. Versuche über das Farbsehen von Pflanzenessern
I. Das farbige Sehen und die Sehschärfe von Pferden.
Z. Tierpsychol. 9, 23, (1952)
- HECK, L.jr. Beobachtungen an südwestafrikanischen Schar-
tieren, *Suricata suricatta hahni*.
Säugetierkundl. Mitteilungen, 4, 33, (1956)
- HERTER, K. und SGONINA, K. Dressurversuche an Igel n I und II.
Z. vgl. Physiol. 18, 481, (1933) und 21,
454, (1934)
- HOFMANN, G. Untersuchungen über das Farbsehvermögen des Zebu.
Z. Tierpsychol. 9, 470, (1952)
- KALISCHER, O. Über den Farbensinn der Katzen.
Klin. Wochenschrift 8, 905, (1929)
- KINNAMAN, A.J. Mental life of two *Macacus rhesus* monkeys
in captivity.
Amer. J. Psychol. 13, (1902)

- KOLMER, W. Das Auge.
Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 3, Teil 2, Springer (1936)
- KRIES, V. Nagels Handbuch der Physiologie 1904, Abschnitt Gesichtsempfindungen, Bd. III
- KRIES, J.v. Zur Physiologischen Farbenlehre.
Klin. Monatsblätter für Augenheilkunde 70, (1923)
- KRÖLLING, O. und GRAU, H. Lehrbuch der Histologie und vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Haustiere. Verlag Paul Parey, Berlin 1960
- LANDOIS-ROSELMANN Lehrbuch der Physiologie des Menschen 28. Auflage, Band II, Verlag Urban und Schwarzenberg München-Berlin 1962
- LEHMAN, G., und MICHAELIS, H.F. Adrenalin und Arbeit, IV. Mitt. Adrenalin und Leistungsfähigkeit. Arbeitsphysiol. 12, 305, (1943)
- LOCHER, Ch.J.S. Untersuchungen über den Farbensinn bei Eichhörnchen.
Inaug. Diss. Leiden (1933)
- MARTIN, P. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. 4, Verlag von Schickhardt und Ebner Stuttgart, 1923
- MEYER, D.R. und MILES, R.C. Absence of colorvision in cat. J. of Neurophysiol. 17, 289, (1954)
- MOHRMANN, R.K. und WILCKE, H.L. Nutritional Requirements of the dog.
Feedstuffs, Vol. 35, (1963)
- MUDRA, A. Statistische Methoden für landwirtschaftliche Versuche, Verlag Paul Parey, 1958
- MÜLLER-LIMAROTH, W. Elektrophysiologie des Gesichtssinnes Theorie und Praxis der Elektroretinographie Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1959

- NAGEL, W. Farbensinn des Hundes.
Zbl. Physiol. 27, 211, (1906)
- ORBELLI Réflexes conditionnelles du côté de l'oeil
chez le chien.
Arch. Sci. biol. 14, (1909)
- SANDERSON, I.T. Knaurs Tierreich in Farben, Säugetiere
Droemersch Verlagsanstalt Th. Knaur Nachf.,
München-Zürich, 1956
- SCHEUNERT-TRAUTMANN Lehrbuch der Veterinär-Physiologie 5. Auf-
lage Verlag Paul Parey Berlin und Hamburg,
1965
- SGONINA, K. Über das Farben- und Helligkeitssehen des
Meerschweinchens.
Z. wiss. Zool. 148, 350, (1936)
- THIEULIN, G. Recherches sur le globe coulaire et sur la
vision du chien et du chat.
Ecole Nat. vétérin., Paris 1927, Diss.
- TIGGES, J. Sind alle Halbaffen farbenblind?
Die Naturwissenschaften, 21, 677, (1961)
- TIGGES, J. Untersuchungen über den Farbensinn von
Tupaia glis (Diard 1820).
Z. Morph. Antrop. 53, 1/2, 109, (1963)
- TRENDELENBURG, W.v. und SCHMIDT, J. Untersuchungen über das
Farbensystem der Affen (spektrale Unterschieds-
empfindlichkeit und spektrale Farbenmischung
bei Helladaptation.)
Z. vgl. Physiol. 12, 249, (1930)
- WALLS, G. The vertebrate eye and its adaptive radiation.
Cranbrook Institute of Science Michigan,
19, 512, (1942)

Lebenslauf

Am 6. März 1939 wurde ich als erstes Kind des Dr. med. Helmut Bernau und seiner Ehefrau Gertraude, geb. Dietrich, in Quedlinburg/Harz geboren.

Ich besuchte von 1944 bis 1950 die Volksschulen in Quedlinburg/H., Beverbruch bei Garrel und Uschlag Krs. Hann.-Münden. Von 1950 bis 1951 besuchte ich die Oberschule für Mädchen in Hann.-Münden und wurde dann in die Freie Waldorfschule Kassel umgeschult. Dort bestand ich im März 1959 das Abitur.

Im Sommersemester 1959 begann ich in München mit dem Studium der Veterinärmedizin, dort legte ich Ende des Wintersemesters 1969/61 die Tierärztliche Vorprüfung ab. Nach dem fünften Semester wechselte ich zur Justus-Liebig-Universität in Gießen über und beendete das Studium im Wintersemester 1963/64 mit der Tierärztlichen Prüfung.

Nach Ableistung der Veterinärpraktikantenzeit erhielt ich am 1. September 1964 die Approbation als Tierärztin.

Seit Februar 1965 bin ich im Institut für Zoonosenforschung an der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt/Main tätig.

Foto - Druck
Chemoprint^{OHG}
Gießen